

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Petra Mutinová**

# **Sezónní dynamika a diverzita protistních organismů v rašelištištních mikrobiotopech**

Seasonal dynamics and diversity of protist organisms in peat bog microhabitats

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Jana Veselá, Ph.D.

Praha, 2012

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem svou závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 9. května 2012

## **Poděkování**

Velmi ráda bych na tomto místě poděkovala své školitelce, Janě Veselé, za to, že trpělivě vedla mé první nejisté krůčky na algologické půdě. Velký dík patří i Jiřímu Neustupovi za to, že mě přivedl k algologii, a za přínosné konzultace ohledně mé bakalářské i budoucí diplomové práce. Poděkování si zaslouží i celá algologická skupina za vytvoření příjemného studijního prostředí a zvláště ti odvážlivci, kteří mě doprovází na výpravy do terénu. Je radost s vámi pracovat. A hlavně děkuji své rodině a přátelům za neustálou podporu a víru, že to, co dělám, má smysl, a že na tom záleží.

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce shrnuje literaturu týkající se diverzity protist v rašeliništích. Nejdříve je do rešerše zařazena stručná obecná charakteristika rašelinišť pro získání základního povědomí o daném ekosystému. Dále se tato práce blíže zabývá prostorovou dynamikou protist v rašeliništích s důrazem na mikrobiotopy. Závěrečná část je věnována dostupným informacím o sezónní dynamice protistních organismů v rašeliništích a faktorům, které sezonalitu společenstev protist ovlivňují.

Z rešerše vyplývá, že se protistní společenstvo v rašeliništích značně liší od těch, které byly pozorovány v jiných ekosystémech. Skladba společenstva protist v rašeliništích je velice heterogenní, přičemž závisí zejména na typu mikrobiotopu a převládajících fyzikálně-chemických podmínkách. Společenstva protist v rašeliništích podléhají také sezónní dynamice. Nicméně tato problematika je z velké části zatím neprozkoumaná, protože recentních studií o rašeliništích existuje podstatně méně v porovnání např. s jinými vodními ekosystémy, hojně využívanými pro monitoring kvality vod.

**Klíčová slova:** diverzita, mikrobiotop, protista, rašeliniště, sezónní dynamika

## **Abstract**

This bachelor thesis summarizes the literature dealing with diversity of protist organisms in peatlands. First part presents brief general characteristics of peatlands for the acquisition of basic knowledge about this ecosystem. Further, this work concerns closely with spatial dynamics of protists in peatlands, with emphasis on microhabitats. The final part reviews available information on seasonal dynamics of protist organisms in peatlands and also on the factors that have an influence on seasonality.

This work concludes that the community of protist organisms in peatlands is different from those observed in other ecosystems. The composition of the community of protists in peatlands is very heterogeneous, because it depends on the type of microhabitat and prevailing physicochemical conditions. The communities of protist organisms are subject to seasonal dynamics as well. Nonetheless, this issue is largely unexplored so far, because there are substantially less recent studies concerning peatlands than for example other aquatic ecosystems that are frequently used for water quality monitoring.

**Key words:** diversity, microhabitat, protists, peatland, seasonal dynamics

## Obsah

1. Úvod .....	6
2. Rašeliniště .....	7
2.1 Obecná charakteristika .....	7
2.2 Význam a ohrožení rašelinišť .....	8
2.3 Vegetace a mikrotopografie rašelinišť .....	9
3. Diverzita a prostorová dynamika protist v rašeliništích .....	10
3.1 Obecně .....	10
3.2 Vliv fyzikálně-chemických faktorů .....	13
3.3 Rozdíly ve společenstvech protist mezi mikrobiotopy .....	14
3.4 Souhrn diverzity a prostorové dynamiky protist v rašeliništích .....	18
4. Sezónní dynamika protist v rašeliništích .....	18
4.1 Obecně .....	18
4.2 Vliv fyzikálně-chemických faktorů .....	19
4.3 Vliv typu mikrobiotopu .....	21
4.4 Vliv biotických faktorů .....	23
4.5 Souhrn sezónní dynamiky protist v rašeliništích .....	23
5. Závěr .....	25
6. Literatura .....	26

## 1. Úvod

Prostorová a časová dynamika společenstev organismů je nedílnou součástí biodiverzity. V poslední době se zvýšil počet studií zabývajících se touto problematikou, jelikož se ukazuje, že diverzita organismů je nejen výsledkem, ale i příčinou biologické produktivity (Gamfeldt & Hillebrand 2008) a je klíčová pro pochopení funkcí ekosystémů (Legendre et al. 2005). Sezónní dynamika organismů ve vodních ekosystémech závisí na mnoha faktorech včetně geografické polohy a charakteristiky ekosystému a znaků samotných organismů např. velikost organismu, generační doba a pohyblivost (shrnutí v Korhonen et al. 2010). Je pravděpodobné, že obrat společenstva organismů v prostoru i čase je řízen stejnými faktory (Soininen 2010), protože prostor i čas mají stejný efekt na akumulaci diverzity. Ve studiích, kde je zahrnuta větší oblast či delší časový úsek, se obrat ve společenstvu organismů v prostoru a čase jeví menší, protože nejabundantnější druhy se zaznamenají ihned, kdežto s přibývajícím časem či prostorem se nově detekované druhy zaznamenávají pomaleji (Preston 1960).

Diverzita protistních organismů v rašeliništích je relativně málo prozkoumané téma. Rašeliniště byla dlouho studována z hlediska jejich globálního významu v cyklu uhlíku nebo z hlediska struktury vyšší vegetace, kdežto mikrobiálnímu společenstvu byla donedávna věnována pozornost jen zřídka. Nicméně protistní organismy jsou klíčovou součástí v koloběhu živin a energie v rašeliništích, jelikož hrají důležitou úlohu v mikrobiálním potravním řetězci (Gilbert et al. 1998b). Dále jsou protista hojně využívána v biomonitoringu a paleoekologických studiích, jelikož mikroorganismy jsou velice senzitivní na změny podmínek prostředí a díky krátké generační době na ně reagují rychleji než makroorganismy. Výbornými modelovými organismy jsou v tomto směru např. krásivky (Coesel 2001) a rozsivky (Dixit et al. 1992). Ovšem dnes jsou v biomonitoringu a paleoekologii rašelinišť nejčastěji využívané krytenky (např. Strüder-Kypke & Schönborn 1999, Booth 2001, Bobrov et al. 2002, Lamentowicz & Mitchell 2005, Payne & Pates 2009, Tsyganov et al. 2012), proto je největší pozornost z rašeliništního společenstva protist věnována právě jim, zatímco méně publikací se zabývá ostatními skupinami protist.

Cílem této bakalářské práce bylo shrnout dosavadní poznatky o diverzitě protist v rašeliništních mikrobiotopech a jejich sezónní dynamiku hlavně z hlediska celého protistního společenstva. Na úvod je ještě nutné doplnit, že naprostá většina citovaných studií se zabývá rašeliništi v temperátních a boreálních oblastech severní polokoule a že jsou

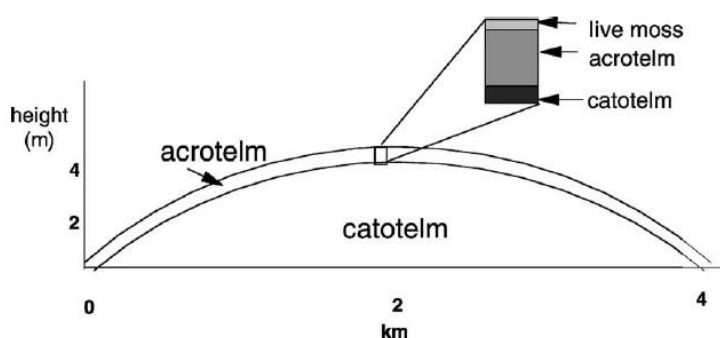
citované studie založeny hlavně na tradičních druhových datech, tj. na metodě určování druhů ve společenstvu v optickém mikroskopu. Avšak existuje i studie založena na environmentálním sekvenování (Lara et al. 2011), ve které byla také zaznamenána sezónní dynamika protist v rašeliništích. I přes to, že je možné touto metodou zachytit přehlížené bezbarvé mikroorganismy, kryptické druhy, parazitické organismy i zcela nové linie, environmentální sekvenování zatím vede k mnoha chybám. Tato metodika má své opodstatnění, ale potřebuje se ještě do budoucna vylepšit.

## 2. Rašeliniště

### 2.1 Obecná charakteristika

Rašeliniště jsou mokřadním ekosystémem, kde čistá primární produkce převyšuje pomalou dekompozici, a tak je umožněná akumulace odumřelého organického materiálu a vytvoření vrstvy rašeliny (Vitt 2006). Aby byl daný ekosystém jako rašeliniště klasifikován, musí v něm vrstva rašeliny dosáhnout určité mocnosti. Toto kritérium však není celosvětově jednotné, např. pro Kanadu platí minimální mocnost rašeliny 40 cm, zatímco International Mires Conservation Group uvádí 30 cm. Stejně jako samotná klasifikace se v různých zemích liší i terminologie rašelinišť, což odráží velkou diverzitu a komplexitu tohoto ekosystému (Rydin & Jeglum 2006).

Rašeliniště jsou charakteristická extrémními podmínkami k životu, zejména nízkými hodnotami pH a nedostatkem živin. Již zmíněná pomalá dekompozice je zapříčiněna trvalým zamokřením a málo provzdušněnou půdou. V rašeliništích také dochází k velkým výkyvům teplot, protože povrch rašeliniště díky tmavému zbarvení rašeliny může rychle ohřát v závislosti na pohlcovaném slunečním záření (Joosten & Clarke 2002, Rydin & Jeglum 2006). Kvůli těmto podmínkám je bioticky aktivní pouze tenká horní provzdušněná vrstva rašeliniště tzv. akrotelm, která ovšem nemusí být vždy přítomná (Obr. 1). Pod ní se nachází neaktivní anoxická trvale zamokřená vrstva tzv. katotelm (Ingram 1978).



**Obr. 1** Schematický náčrtek vrchoviště s naznačeným poměrem akrotelmu ku katotelmu. Převzato ze studie Nungesser (2003).

Rozlišují se dva základní typy rašelinišť – vrchoviště a slatiniště. Vrchoviště jsou ombrotrofní rašeliniště (tzn. sycená pouze srážkovou vodou) s povrchem nad úrovní okolního terénu, a tak izolovaná od přísunu podzemní vody. Proto jsou extrémně chudá na živiny a velmi kyselá - pH se pohybuje kolem hodnoty 4 a méně. Slatiniště jsou minerotrofní rašeliniště (tzn. sycená podzemní vodou), charakteristická o málo vyšší úživností než vrchoviště a vyšším pH, které se pohybuje v hodnotách 4 až 8 (Rydin & Jeglum 2006). Ovšem toto striktní dělení nelze použít pro rašeliniště, kde dochází ke kombinaci charakteristik vrchoviště i slatiniště, kupříkladu je rašeliniště syceno jak podzemní, tak srážkovou vodou. V tomto případě se jedná o tzv. přechodové rašeliniště (Papazisimou et al. 2002).

Mezi těmito základními typy rašelinišť existuje plynulý přechod, který je v anglické literatuře označován jako *poor-rich gradient*. Jedná se o gradient od vrchovišť přes minerálně chudá slatiniště až po extrémně minerálně bohatá slatiniště, který je dán primárně změnami v hodnotách pH a v koncentraci vápníku. Postupná změna druhového složení na tomto gradientu je popsána hlavně z hlediska vyšší vegetace (Tahvanainen 2004, shrnuto v Hájek & Hájková 2007).

## 2.2 Význam a ohrožení rašelinišť

Rašeliniště pokrývají přes 4 milióny km<sup>2</sup>, tj. 3 % pevniny na Zemi, přičemž většina z nich se nachází na severní polokouli především v temperátních a boreálních oblastech (Joosten & Clarke 2002), ale zanedbatelná nejsou ani rašeliniště v tropech (Page et al. 2011) a na jižní polokouli (Mark et al. 1995).

Rašeliniště, i přes svou malou rozlohu, mají velký význam pro globální ekosystém. Jednou z jejich hlavních funkcí je role v globálních geochemických cyklech, zejména uhlíku (Clymo et al. 1998, Gorham 1991, Page et al. 2011). Gorham (1991) odhadl, že v rašeliništích severní polokoule je vázáno 455 Pg uhlíku, tj. až jedna třetina celkového množství uhlíku vázaného v půdě. Geochemické cykly budou pravděpodobně ovlivněny globálním oteplováním. Zvyšující se teploty, sucho a delší vegetační období může vést k uvolnění obrovského množství skleníkových plynů (oxidu uhličitého a methanu) z rašelinišť do atmosféry, což ještě více podpoří globální oteplování (Gorham 1991, Roulet et al. 1992). Další význam rašelinišť spočívá např. v udržování hydrologické rovnováhy jejich okolí či ve velké diverzitě habitatů a na ně vázaných organismů (Joosten & Clarke 2002).

K úbytku rašelinišť docházelo už od nepaměti a dnes tomu není jinak. Důvodem jsou nejen zmíněné klimatické změny, ale i intenzivní využívání rašelinišť lidmi. K největším

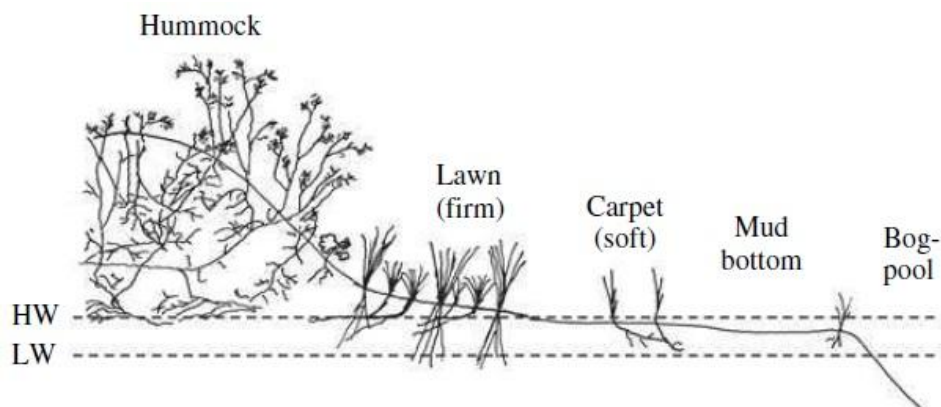


ztrátám dochází kvůli zemědělství, lesnictví a těžbě rašeliny, která je následně využívána např. jako palivo (Joosten & Clarke 2002, Chapman et al. 2003). V neposlední řadě mají rašeliniště význam i v archeologii či paleoekologii, protože se v tomto ekosystému snadno zachovávají vědecky cenné informace, ať už to jsou pozůstatky dávných civilizací, nebo zbytky mikroorganismů vhodné k indikaci změn podmínek prostředí v holocénu (Rydin & Jeglum 2006).

### 2.3 Vegetace a mikrotopografie rašelinišť

Vegetace rašelinišť je dominována mechorosty, přičemž v temperátních a boreálních oblastech hlavně rašeliníkem rodu *Sphagnum*. Právě rašeliník přispívá k samotnému vytvoření a rozšiřování rašeliniště díky schopnosti okyselovat své okolí, přežívat v oligotrofním prostředí a odolat rozkladu. K acidifikaci okolí dochází skrze uvolňování vodíkových kationtů z buněk rašeliníku výměnou za např. vápenaté, hořečnaté a draselné kationty z okolního prostředí. Tato schopnost je druhově specifická a její rychlost závisí na environmentálních faktorech, což rašeliníku umožňuje adaptovat se na chemicky různá prostředí. Další důležitou vlastností rašeliníku je schopnost přežít periodická sucha, jelikož některé druhy dokáží dlouho zadržovat zbytky vody i v suchém období, jiné druhy se rychle z vyschnutí vzpamatují (shrnutí v Andrus 1986).

Kromě mechorostů mohou v rašeliništích růst i různé traviny a další byliny, zakrslé keře a stromy. Výskyt cévnatých rostlin v rašeliništích je ovlivněn mikrotopografickým gradientem. Základní rozdělení mikrotopografie rašelinišť je na sušší vyvýšené bulty (anglicky *hummocks*) a šlenky (anglicky *hollows*), což jsou obecně vlhčí či dočasně zaplavené prohlubně (Nungesser 2003). Sjörs (1948, podle Rydin & Jeglum 2006) rozděluje mikrotopografii rašelinišť podrobněji na základě výšky hladiny vody a typu vegetace či substrátu - od bultů, na kterých mohou růst kromě mechorostů i zakrslé keře a stromy, přes trávničky (anglicky *lawn* a *carpet*) s porosty mechorostů a travin, až po bahnitá dna (anglicky *mud bottom*) a tůně (anglicky *bog pool*) téměř bez vegetace (Obr. 2). Tak podrobné dělení ovšem nemůže platit obecně pro všechna rašeliniště. Mnoho dalších studií přišlo s jinou terminologií mikrotopografie rašelinišť, v zásadě se ale na bultovitém neboli kopečkovitém charakteru povrchu rašelinišť všechny studie shodují (shrnutí v Lindsay et al. 1985).



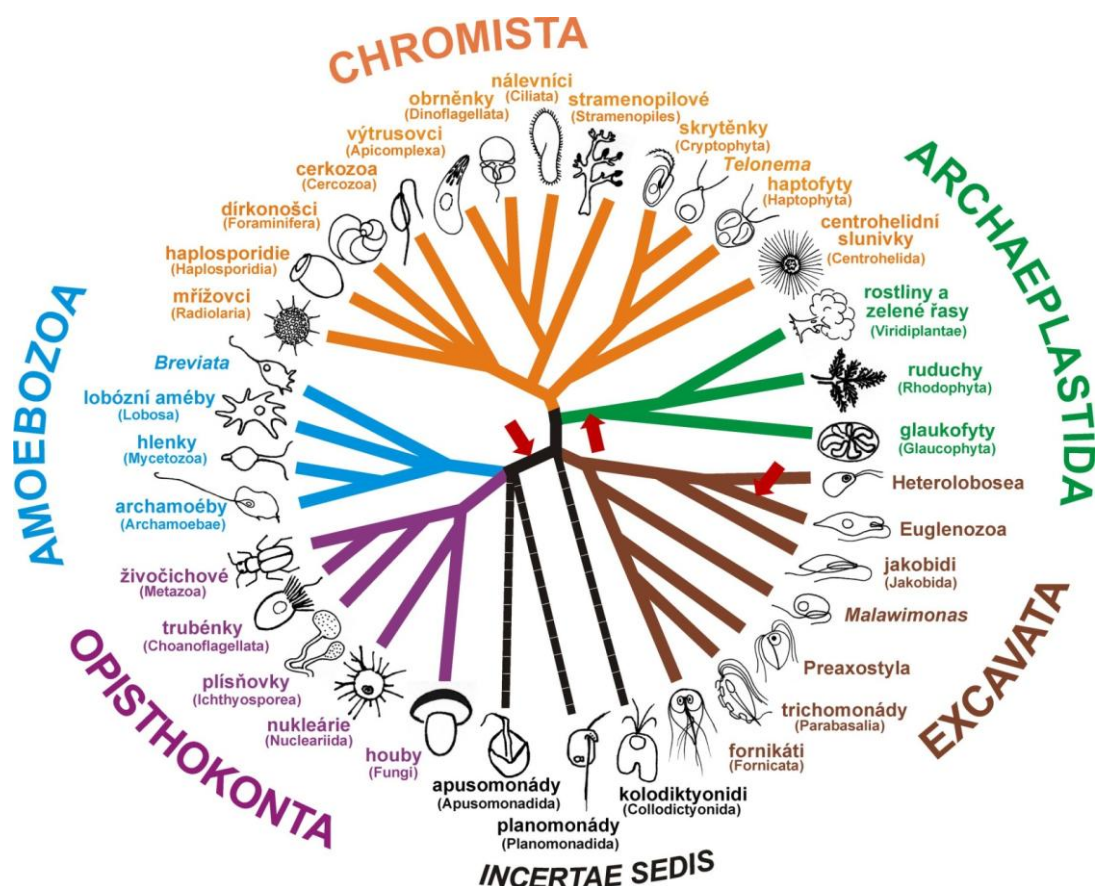
**Obr. 2** Schéma mikrotopografického gradientu ve vrchovištích. V obrázku je naznačená vysoká (HW) a nízká (LW) úroveň hladiny vody. Převzato z Rydin & Jeglum (2006).

Mikrotopografie rašeliníšť, ať už je pojatá jakkoli, ovlivňuje nejen růst cévnatých rostlin, ale tvoří i charakteristické rašeliníštní mikrobiotopy. Tyto mikrobiotopy umožňují růst mnohým druhům rašeliníku, které jsou specializované na různé podmínky prostředí např. vůči provzdušnění, množství vody, světla a živin, hodnotě pH a teploty (Andrus 1986). V neposlední řadě se v těchto mikrobiotopech vyskytuje i mnoho mikroorganismů, jak je popsáno v kapitole 3.

### 3. Diverzita a prostorová dynamika protist v rašeliníštích

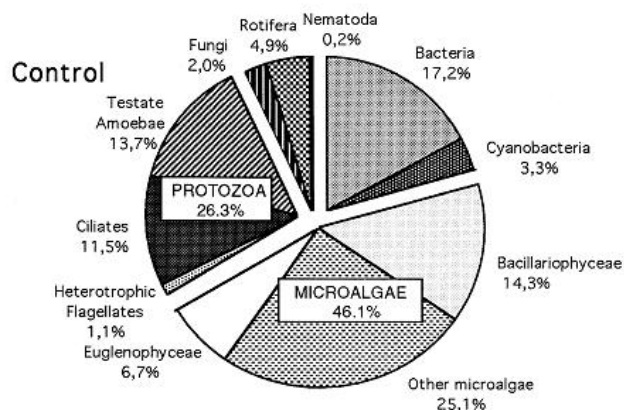
#### 3.1 Obecně

Protistní organismy jsou eukaryotní organismy, které nemají tělní buňky diferencované do tkání nebo pletiv. Většinou se jedná o jednobuněčné organismy, ale mohou tvořit např. i vlákna nebo kolonie (Adl et al. 2005). Protista představují velice diverzifikovanou skupinu jak autotrofních, tak heterotrofních mikroorganismů, které se najdou ve všech vývojových větvích eukaryot (Obr. 3) podle Čepička et al. (2010). Odhad celkového počtu druhů protist komplikuje doposud nesjednocený druhový koncept (např. Mann 1999, Schlegel & Meisterfeld 2003). Jako příklad lze uvést tradiční, dnes hojně používaný morfologický druhový koncept, u kterého ovšem dochází k značnému podcenění diverzity protist. Tudíž lepšího vymezení druhů protist lze dosáhnout multidisciplinárním přístupem, tzn. kombinací morfologických, fylogenetických, ekologických a reprodukčních dat, jak naznačují mnohé studie na rozsivkách (např. Vanormelingen et al. 2007, Pouličková et al. 2010).



**Obr. 3** Současný fylogenetický strom eukaryot. Červené šipky ukazují na místa, kde by pravděpodobně mohl ležet kořen eukaryot. Převzato ze studie Čepička et al. (2010).

Rašeliniště jsou ekosystémy s relativně extrémními podmínkami k životu a mnoha typy mikrobiotopů, jak bylo popsáno v kapitole 2. Popsat obecně strukturu společenstva protist v rašeliništích je obtížné kvůli velké heterogenitě prostředí. Komplikace nastává i proto, že existují spíše studie zaměřující se na dílčí skupiny protist, nikoli na společenstvo protist jako celek. Avšak je možné najít pár publikací zabývajících se celým mikrobiálním společenstvem rašelinišť, do kterého kromě protist patří i bakterie a sinice, houby a mikrometazoa. Podle studie Gilbert et al. (1998a) bylo procentuální zastoupení protist v mikrobiálním společenstvu ve slatiništi následující: mikroskopické řasy tvořily 46,1 % z celkové mikrobiální biomasy, z toho se ve vyšších abundancích vyskytovaly rozsivky a eugleny. Další protistní organismy zaujímaly 26,3 % z celkové mikrobiální biomasy, mezi nimiž dominovaly krytenky, dále se ve vyšších abundancích vyskytovali ciliáti, v menší míře heterotrofní bičíkovci (Obr. 4).



**Obr. 4** Graf převzatý ze studie Gilbert et al. (1998a) ukazuje relativní podíl biomasy různých mikrobiálních skupin ve slatiništi.

Struktura protistního společenstva v rašeliništích se tudíž značně liší od těch, které byly pozorovány v jezerních a mořských ekosystémech (Gilbert et al. 1998a, Gilbert et al. 1998b). Jeden z rozdílů spočívá v tom, že autotrofním protistům v rašeliništích společně se zmíněnými rozsivkami (třída Bacillariophyceae) dominují pro rašeliniště typické krásivky (např. Duthie 1965, Yung et al. 1986, Watanabe et al. 2000, Mitchell et al. 2003, Machová-Černá & Neustupa 2009), které jsou ve studii Gilbert et al. (1998a) zahrnuty pod kategorií „jiné mikroskopické řasy“. Přestože se krásivky (řád Desmidiaceae) vyskytují i v jiných ekosystémech, nejvyšší diverzitu vykazují právě v mírně kyselých biotopech a zejména v rašeliništích (Brook 1981). Nicméně na gradientu z vodních ekosystémů směrem k terestrickým ekosystémům dochází k postupnému zvyšování důležitosti heterotrofních mikroorganismů v mikrobiálním společenstvu, což může být způsobeno právě postupnou změnou v dostupnosti vody (Mitchell et al. 2003). Heterotrofní protista se tudíž v rašeliništích vyskytují v relativně vyšších abundancích, než je tomu v ostatních vodních ekosystémech. Nápadná dominance krytenek (řád Arcellinida a řád Euglyphida) ve společenstvu heterotrofních protistních organismů v rašeliništích (např. Gilbert et al. 1998a, Gilbert et al. 1998b, Mitchell et al. 2003, Mieczan 2007b) je dána jejich klíčovou úlohou coby vrcholových predátorů v trofickém mikrobiálním řetězci. Většina krytenek se totiž živí na široké škále mikroorganismů (bakterie a sinice, houby, protista, dokonce i mikrometazoa např. vířníci) či detritem (shrnutí v Gilbert et al. 2000, Gilbert et al. 2003, Jassey et al. 2012), což může představovat pro krytenky výhodu v tak oligotrofním prostředí, jako jsou rašeliniště. Další výhodou krytenek pro život v rašeliništích je schopnost tvořit odolné cysty v reakci na nepříznivé podmínky prostředí (Heal 1962, Gilbert et al. 2003). Krytenky, přestože se

vyskytují i v jiných ekosystémech, vykazují stejně jako krásivky největší diverzitu právě v rašeliništích (Mitchell et al. 2008).

Skladba společenstva protist je velice heterogenní a liší se mezi různými typy rašelinišť. Rozdíly jsou však většinou vysvětleny typy mikrobiotopů, vlhkostí lokality či hydrochemickými faktory. Několik studií se kupříkladu zabývá změnami ve společenstvu protist na *poor-rich gradientu* (Oprailová & Hájek 2006, Lamentowicz et al. 2010, Mieczan 2012). Dále byl studován vliv kontinentálního a oceánického klimatu (Yung et al. 1986). V neposlední řadě je známo, že v rašeliništích zasažených lidskou činností, zejména dlouhodobým odvodňováním, výrazně klesá druhová diverzita protist (Borics et al. 2003). Otázkou je, jestli je společenstvo mikroorganismů schopné se po revitalizaci rašelinišť vrátit do původního stavu, nebo jestli se mezi přirozenými a revitalizovanými rašeliništi liší. Ve studii Zheng & Stevenson (2006) se nepotvrdil trend zvyšující se podobnosti řasového společenstva mezi přírodními a revitalizovanými mokřady s přibývajícím časem po zahájení revitalizace. Diverzita řas se navíc jevila vyšší u revitalizovaných mokřadů, které na rozdíl od přirozených mokřadů nebyly zastíněny vegetací, měly větší prostorovou heterogenitu a nacházely se v různých stádiích sukcese, takže poskytovaly více mikrobiotopů.

### 3.2 Vliv fyzikálně-chemických faktorů

Na společenstvo protist mají vliv různé faktory prostředí. Např. tekoucí vody se vyznačují závislostí na alochtonní<sup>1</sup> produkci a kontinuálním prouděním vody, a tudíž vysokých stupněm propojení bioty. Fyzikálně-chemické podmínky prostředí v tocích se vykazují intenzivní a častou fluktuací. Stojaté vody jsou na rozdíl od toků více prostorově strukturované, jejich produkce je hlavně autochtonní<sup>2</sup> a podmínky v nich jsou stabilnější. Velmi důležitou proměnnou prostředí pro vodní biotu je pH jako regulátor mnoha fyziologických procesů. Pro autotrofní mikroorganismy je důležité i množství živin (shrnuje Soininen 2007).

Rašeliniště se z tohoto pohledu více podobají stojatým vodám, avšak jsou blízké i půdním ekosystémům, protože jedním z nejvýznamnějších faktorů ovlivňujících společenstvo protist v rašeliništích je množství vody (Bobrov et al. 2002, Borics et al. 2003, Lamentowicz & Mitchell 2005, Weihhofer & Pan 2006, Mieczan 2007a). Především sušší mikrobiotopy jsou charakteristické nižší diverzitou i abundancí protist (Yung et al. 1986, Mitchell & Gilbert

---

<sup>1</sup> alochtonní tj. nepůvodní, pocházející z jiného místa, v tomto případě z okolí toku

<sup>2</sup> autochtonní tj. původní, pocházející přímo z daného ekosystému

2004, Pouličková et al. 2004). Dále jsou významné i hydrochemické faktory, jako je pH u krytenek (Lamentowicz & Mitchell 2005, Lamentowicz et al. 2010) a řas (Pouličková et al. 2004, Nováková 2007), zejména krásivek (Coesel 1982, Štěpánková et al. 2008, Neustupa et al. 2009). Dále byl pozorován vliv konduktivity na společenstvo řas (Coesel 1982, Štěpánková et al. 2008, Machová-Černá & Neustupa 2009, Neustupa et al. 2009), ale korelace konduktivity s druhovým složením společenstva krytenek a ciliátů nebyla signifikantní ve studiích Lamentowicz & Mitchell (2005) a Mieczan (2007a). Studie Mieczan (2010b, 2012) navíc uvádí i významný vliv celkového organického uhlíku a celkové koncentrace fosforu na společenstvo krytenek a ciliátů. Skladba mikrobiálního společenstva rašelinišť se také může změnit v závislosti na přísunu dusíku (Gilbert et al. 1998a) i dalších živin (Gilbert et al. 1998b) a oxidu uhličitého (Mitchell et al. 2003).

### 3.3 Rozdíly ve společenstvech protist mezi mikrobiotopy

Je zřejmé, že heterogenita mikrohabitátů přispívá k velké lokální diverzitě protist (např. Zheng & Stevenson 2006, Veselá & Johansen 2009). Společenstvo protist je ovlivňováno charakterem mikrobiotopů, pokud chybí silný chemický gradient (Veselá 2009).

V rašeliništích je studován hlavně rozdíl mezi bentickými mikrobiotopy, jelikož plankton se v rašeliništích vyvíjí jen vzácně, protože rašeliniště jsou mělká, a tak se ve volné vodě často a rychle mění podmínky v závislosti např. na teplotě vzduchu (Duthie 1965). Hladina vody navíc během roku výrazně kolísá. Fytoplankton rašelinišť, pokud se nějaký v hlubších tůních vytvoří, se tudíž vyznačuje menším počtem druhů i jejich abundancemi na rozdíl od bentického společenstva řas (Zheng & Stevenson 2006, Nováková 2007). Ve fytoplanktonu dominují autotrofní bičíkovci, zatímco v bentických mikrobiotopech se z řas ve vyšších abundancích vyskytují krásivky, rozsivky a dále např. vláknité řasy (Borics et al. 2003, Nováková 2007).

Bentická společenstva můžou být rozdělena podle typu substrátu, na který jsou vázaná. Všechny substrátové kategorie jsou shrnuty ve studii Pouličková et al. (2008). V rašeliništích se vyskytuje hlavně epipelon, endopelon, epifyton a metafyton<sup>3</sup>. I přes to, že existuje mezi různými mikrobiotopy překryv ve společenstvech protist, každý mikrobiotop může být charakterizován dominancí druhu specifického jen pro něj (Lim et al. 2001).

---

<sup>3</sup> epipelon tj. organismy žijící na povrchu organického (bahnitého) sedimentu

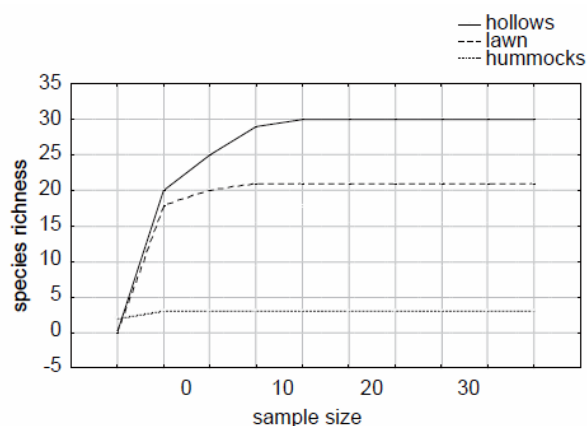
endopelon tj. organismy žijící uvnitř organického (bahnitého) sedimentu

epifyton tj. organismy žijící na povrchu ponořených makrofyt či větších mikroskopických řas

metafyton tj. shluky např. vláknitých nebo koloniálních řas, které nemají přímé spojení se substrátem

Skladba společenstva řas se mezi bentickými mikrobiotopy liší, ale tento trend podle Zheng & Stevenson (2006) nemusí platit pro rozsivky. Yung et al. (1986) pozorovali signifikantně více řas asociovaných s ponořenými mechy a cévnatými rostlinami v rašelinných tůňkách, zatímco v sedimentu bylo řas méně. Tyto závěry ovšem nesouhlasí s obecným trendem pozorovaným např. u rozsivek, kdy sediment vykazuje vyšší druhovou diverzitu, protože se v něm vyskytují i mikroorganismy z okolních mikrobiotopů (Lim et al. 2001, Soininen & Eloranta 2004, Weilhoefer & Pan 2006). Machová-Černá & Neustupa (2009) zjistili, že rozdíly ve společenstvu řas mezi různými typy bentických mikrobiotopů ve vrchovišti byly dány různými relativními abundancemi skupin řas, nikoli druhovou diverzitou. Kupříkladu krásivky dominovaly v sedimentu, kdežto rozsivky v rašelínkových mikrobiotopech.

Kromě rozdělení mikrobiotopů podle substrátu se v rašeliništích objevují mikrobiotopy určené mikrotopografií, která je dána výškou hladiny vody a dále přítomností různých makrofyt (viz kapitola 2.3). Mieczan (2009) studoval distribuci ciliátů žijících v různých mechových mikrobiotopech z hlediska druhů mechů i polohy mikrobiotopu v rámci mikrotopografického gradientu. Vyšší druhová bohatost ciliátů byla nalezena ve šlencích a trávničkách než v bultech (Obr. 5). S tímto souvisely i rozdíly v abundancích ciliátů v různých druzích mechů, přičemž nižší abundance ciliátů byly pozorovány u mechů *Sphagnum magellanicum*, *Polytrichum stricum* a *Polytrichum commune*, které dominovaly v sušších bultech. Při srovnání vzorků z různých druhů mechů pocházejících ze stejného typu mikrobiotopu (v tomto případě se jednalo o šlenky) se neukázal žádný rozdíl ve společenstvech krytenek a ciliátů z důvodu podobných fyzikálně-chemických podmínek (Mieczan 2012).



**Obr. 5** Porovnání druhové bohatosti ciliátů v různých mikrobiotopech podle mikrotopografie rašeliniště (Mieczan 2009).

Je známo, že diverzita a abundance mikroorganismů obecně roste s komplexitou habitatu (Taniguchi & Tokeshi 2004). Např. existují signifikantní rozdíly ve společenstvu protist mezi různými druhy makrofyt v rašeliništích (Mieczan 2010b, Mieczan 2012). Nejvyšší diverzita a abundance protist byla zjištěna na strukturně komplexnějších substrátech, tj. *Sphagnum*, *Calliergonella* a *Utricularia*, na rozdíl od strukturně jednoduchých substrátů, tj. *Typha*, *Phragmites* a *Carex*.

V mnoha studiích se tedy ukázalo, že existují rozdíly ve společenstvech protist v různých mikrobiotopech rašelinišť, ovšem v tomto případě jsou prostorové a temporální fluktuace ve společenstvu protist zanedbatelné v porovnání s jejich reakcí na ekologický gradient. Nicméně prostorová distribuce protist v rašeliništích může být detekována i na menší škále, tzn. v rámci makroskopicky uniformních mikrobiotopů. Mitchell et al. (2000) studovali horizontální distribuci krytenek v makroskopicky uniformním porostu rašeliníku. Zaznamenali pozitivní autokorelaci u vzorků do vzdálenosti 15 cm od sebe a negativní autokorelaci pro vzdálenosti mezi 45 cm až 50 cm. Prostorová mikrodistribuce jednotlivých druhů krytenek se lišila, a tak dala vzniknout komplexní prostorové struktuře celého společenstva. Ostrůvkovitost (anglicky *patchiness*) společenstva krytenek v makroskopicky uniformním porostu rašeliníku byla popsána i ve studii Mazei & Tsyganov (2007/8). Stejně tak byly nalezeny rozdíly v horizontální prostorové distribuci krásivek v makroskopicky uniformním sedimentu (Duthie 1965).

Avšak daleko výrazněji než horizontální mikrodistribuce se v mikrobiotopech rašelinišť projevuje vertikální mikrodistribuce. Ta je závislá na dostupnosti slunečního záření, množství vody, živin a kyslíku, dále na přítomnosti predátorů a u heterotrofních druhů na abundanci kořisti. Horní vrstvy mikrobiotopů jsou obecně oligotrofnější a s dostatkem slunečního záření, tudíž se zde vyskytuje více autotrofních a mixotrofních druhů protist, zatímco spodní vrstvy jsou dominovány heterotrofními druhy (Heal 1962, Strüder-Kypke 1999, Mitchell & Gilbert 2004, Mazei & Tsyganov 2007/8, Mieczan 2009, Mieczan 2010a). Nicméně mixotrofní druhy krytenek potřebují ke stavbě svých schránek materiál (Heal 1962, Heal 1964), který se nevyskytuje ve velkém množství v horních vrstvách rašeliníku, proto je pro ně výhodnější žít ve vrstvě těsně pod vrcholem rašeliníku, kde se nachází dostatek světla i stavebního materiálu (Mitchell & Gilbert 2004).

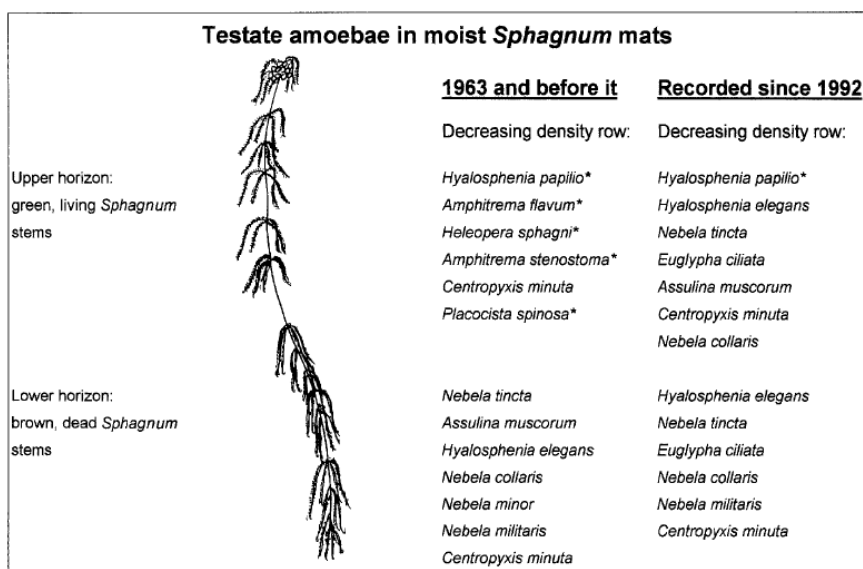
Vertikální distribuce epifytických řas může záviset kromě dostupnosti světla i na vlhkosti mikrohabitatu. Ve studii Pouličková et al. (2003) byl zaznamenán nárůst počtu řas s hloubkou v nejsušších mikrobiotopech, jelikož substrát představoval zdroj vlhkosti. Naopak v nejvlhčích místech bylo nejvíce řas zaznamenáno v horních vrstvách rašeliníku. Pro



doplnění této problematiky je ještě nutné uvést výsledky studie Duthie (1965), ve které byla pozorována vertikální mikrodistribuce řas v sedimentu. V nejsvrchnější vrstvě (0,25 až 0,5 cm) byl nalezen malý počet řas, protože byla tvořena recentně sedimentovaným alochtonním materiálem, ve kterém se vyskytovaly spíše pohyblivé druhy. V druhé nejsvrchnější vrstvě bylo pozorováno nejvíce řas, kdežto v hlubších vrstvách počet řas opět klesal.

Je zřejmé, že s hloubkou roste abundance a diverzita heterotrofních ciliátů a krytenek (Mitchell & Gilbert 2004, Mieczan 2009, Mieczan 2010a). Mieczan (2009) uvádí, že ve spodních vrstvách je zejména větší podíl bakteriovorních ciliátů a malých forem. Studie Strüder-Kypke (1999), založena na metodě umělého substrátu, zase poukazuje na vyšší počty přisedlých filtrujících ciliátů ve spodních vrstvách, kde je pro tyto filtrátory k dispozici více živin. Dále s hloubkou roste i počet mrtvých buněk krytenek (Heal 1962, Mieczan 2010a) a řas (Duthie 1965).

Vertikální zonace společenstva protist je využitelná i v monitoringu krajiny. Studie Strüder-Kypke & Schönborn (1999) odhalila eutrofizaci vrchoviště porovnáním stavu v roce 1963 a po roce 1992 na základě změny ve vertikální mikrodistribuci krytenek v rašeliníku (Obr. 6). Typická vertikální mikrodistribuce, která byla zaznamenána v šedesátých letech, byla v roce 1992 narušena. Zmizely velmi senzitivní indikátory oligotrofních vod (zde *Amphitrema flavum* a *Amphitrema stenostoma*), dále se v horních vrstvách nevyskytovala ani většina dalších mixotrofních druhů a heterotrofní krytenky, které se dříve našly pouze ve spodních vrstvách rašeliníku, při pozorováních po roce 1992 žily i v horní vrstvě, tudíž muselo dojít k jejímu obohacení živinami.



**Obr. 6** Změna vertikální zonace společenstva krytenek v rašeliníku, porovnání stavu z roku 1963 a po roce 1992. Mixotrofní druhy jsou označeny hvězdičkou. Převzato ze studie Strüder-Kypke & Schönborn (1999).

### 3.4 Souhrn diverzity a prostorové dynamiky protist v rašeliništích

Společenstva protist v rašeliništích jsou charakteristická zejména dominancí krásivek, rozsivek, navíc i vyšším podílem heterotrofních protist, kterým dominují krytenky. Existují rozdíly ve společenstvech protist mezi různými rašeliništi i v rámci rašeliniště, tedy mezi mikrobiotopy. Plankton se v rašeliništích často nevyvíjí, proto jsou pro mikroorganismy důležité hlavně bentické mikrobiotopy. V rámci bentických mikrobiotopů se projevuje jak horizontální, tak vertikální distribuce protist. Na kompozici společenstva protistních organismů má vliv mnoho fyzikálně-chemických faktorů i typ mikrobiotopu.

## 4. Sezónní dynamika protist v rašeliništích

### 4.1 Obecně

Sezónní dynamika protist je v přírodě častým fenoménem. Byla zkoumána v tekoucích vodách (např. Dillard 1969, Soininen & Eloranta 2004, Giogri et al. 2005, Werner & Köhler 2005), stojatých vodách (např. Sommer et al. 1986, Padisák 1992, Aberle & Wiltshire 2006, O'Reilly 2006, Sonntag et al. 2006), dokonce i v podzemních vodách (Andrushchyshyn et al. 2007). Výrazná sezonalita se projevuje hlavně u planktonu stojatých vod a je ovlivněna především fyzikálně-chemickými a biotickými faktory, což popisuje tzv. PEG-model (Sommer et al. 1986): na jaře fytoplanktonu dominují hlavně malé, rychle rostoucí druhy rozsivek a skrytinek. S určitým zpožděním se objevuje populační exploze zooplanktonu, jehož intenzivní predace vede k redukci fytoplanktonu až do tzv. fáze čiré vody (anglicky *clear-water phase*). Z důvodu nedostatku kořisti početnost zooplanktonu v průběhu několika týdnů opět klesne. V létě fytoplanktonu dominují hlavně nepoživatelné koloniální zelené řasy a sinice. Následně se na podzim opět namnoží rozsivky, navíc nastává i podzimní populační maximum zooplanktonu. Populace planktonu s příchodem zimy opět klesá. Nicméně v tekoucích vodách se podobné sezónní výměny dominant neprojevují. Sezonalita je klíčová i pro protistní organismy žijící v půdě, kde se výrazněji projevuje kompetice o zdroje a prostor (Adl & Gupta 2006). V daném časovém úseku je aktivní pouze malá část z celého společenstva půdních protist, naproti tomu mnoho mikroorganismů přežívá v podobě odolných stádií do doby, než se v půdě zvýší vlhkost a než nastanou vhodné teplotní podmínky (Bamforth 2001, Adl & Coleman 2005).

Publikace zabývající se sezónní dynamikou protist v rašeliništích se v mnoha případech na sezónních trendech různých protistních skupin neshodují a změny vysvětlují různými biotickými i abiotickými faktory. Je ale zřejmé, že bez zahrnutí sezonality do studie se nelze dostat ke spolehlivějšímu odhadu reálné biodiverzity na lokalitě, jelikož vzácné druhy nemusí být při jednorázovém odběru vzorků zaznamenány (Nolte et al. 2010). Především vzácné druhy totiž podléhají extrémní sezónní dynamice na rozdíl od druhů dominantních, jejichž populace jsou během roku více méně stabilní (Nováková 2007, Nolte et al. 2010). Z hlediska studia ekologie ovšem vzácné druhy nemusí být důležité, jelikož vztah společenstva protist a prostředí je dostatečně reflektován dominantními druhy (Heino & Soininen 2010). Specifická sezonalita různých druhů protist v rašeliništích je pozorovatelná u autotrofních (Hayward 1957, Duthie 1965, Watanebe et al. 2000, Nováková 2007, Neustupa et al. 2011) i heterotrofních protist (Strüder-Kypke & Schönborn 1999, Mieczan 2007b, Mazei & Tsyganov 2007/8). U některých druhů se může jednat o pravidelné sezónní změny v abundancích, u jiných druhů o aperiodické fluktuace.

#### **4.2 Vliv fyzikálně-chemických faktorů**

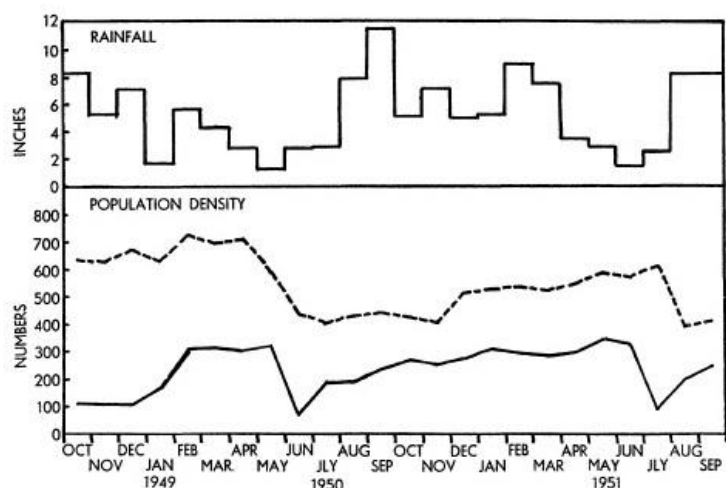
Sezónní dynamika protist je úzce vázána na změny abiotických podmínek prostředí, které také vykazují svou vlastní sezonalitu (Tahvanainen et al. 2003). Kupříkladu rozvoj autotrofních organismů v rašeliništích je závislý na množství anorganických živin v prostředí, např. biomasa rozsivek koreluje s celkovým dusíkem, fosforem a konduktivitou (Gilbert et al. 1998b). Navíc je obecně známo, že pro autotrofní a mixotrofní mikroorganismy je limitujícím faktorem dostupnost slunečního záření. Tudíž se v rašeliništi vyskytuje více fotoautotrofních organismů v období od června do září (Gilbert et al. 1998b). Úbytek mixotrofních krytenek s nástupem podzimu a zimy, kdy je světla obecně méně i kvůli sněhové pokrývce, byl pozorován také ve studii Heal (1964).

Mieczan (2007b) se zaměřil na sezónní změny společenstva krytenek a ciliátů ve vrchovištích. Vrchol abundance krytenek nastal na jaře a v létě, což bylo možné vysvětlit vyšší hladinou vody i aciditou. Maximální abundance ciliátů na jaře a na podzim korelovaly s vysokou koncentrací celkového organického uhlíku a konduktivitou. Ve své další studii Mieczan (2009) objevil rozdílné trendy sezónní dynamiky ciliátů v rašeliníku na základě pH. V rašeliníku, kde bylo naměřeno pH menší 4,2, byly nejvyšší abundance ciliátů pozorovány na jaře a na podzim, v prostředí s pH větším než 4 se objevilo navíc i letní populační maximum. Ze závěrů těchto dvou studií vyplývá, že společenstvo vrchovištních heterotrofních protist je ovlivňováno pH a výškou hladiny vody hlavně v létě, zatímco na jaře

a na podzim nabývají na významu i jiné faktory prostředí, jako je koncentrace celkového organického uhlíku a konduktivita.

Množství vody v rašeliništi je často uváděným faktorem ovlivňujícím distribuci protist v rašeliništích v mnoha studiích, ať už autoři tento faktor nazývají jakkoli např. vlhkostní podmínky, výška hladiny spodní vody, období sucha. Je zřejmé, že tento faktor ovlivňuje i sezonalitu protist v rašeliništích a že druhy s rozličnými ekologickými preferencemi vykazují různou sezónní dynamiku na základě množství vody v rašeliništích (Mazei & Tsyganov 2007/8). Warner et al. (2007) tvrdí, že se jarní společenstvo krytenek liší od letního a podzimního druhovou skladbou pravděpodobně kvůli tomu, že na jaře, kdy je v rašeliništi více vody, se zde vyskytují krytenky charakteristické pro vlhčí podmínky. Během suchého léta dochází k redukci druhové diverzity krytenek a výměně dominantních druhů krytenek za druhy preferující sušší podmínky (Tsyganov et al. 2012). Heal (1964) pozoroval nejvyšší abundance krytenek v období od května do října, následný pokles počtu živých jedinců nejspíše souvisel se snižující se teplotou. Vliv sucha a nízkých teplot potvrdila i studie Gilbert et al. (2003), kde se ukázalo, že nejvíce cyst krytenek se v rašeliništích vyskytovalo na začátku jara, kdy byla teplota vody v rašeliništi pořád nízká, a po suchém létě.

Dále byl zaznamenán vliv srážek na společenstvo rozsivek v perifýtonu rašeliníku ve vrchovištích (Hayward 1957). Hustota populace rozsivek se v průběhu sezóny měnila, přičemž nejvyšší hustota byla pozorována na jaře a na podzim a nejnižší v létě, kdy byla lokalita nejsušší. Pozorovaný pokles ovšem nenastal ihned v období s menším úhrnem srážek, nýbrž až následující měsíc, kdy kvůli vyšším letním teplotám došlo k vysušování rašeliniště (Obr. 7). Podobný vliv disturbance v podobě sucha a vyšších teplot na společenstva řas byl také zmíněn ve studiích Watanabe et al. (2000) a Nováková (2007). Nováková (2007) ovšem ve vrchovištích pozorovala jen krátkodobé fluktuace ve skladbě společenstva řas, nikoliv sezónní změny. Neustupa et al. (2011) uvedli, že krátké aperiodické sucho mohlo vést ke změnám ve společenstvu krásivek, ale ve výsledku na něj nemělo negativní vliv, protože po konci období sucha bylo společenstvo schopné se navrátit do původního stavu před disturbancí. Na druhou stranu dlouhodobější vysušení rašeliniště vede k výrazné redukci společenstva řas (Borics et al. 2003).



**Obr. 7** Grafy znázorňují změny hustoty populace rozsivek ve dvou vrchovištích a měsíční úhrn srážek v průběhu dvou let. Převzato ze studie Hayward (1957).

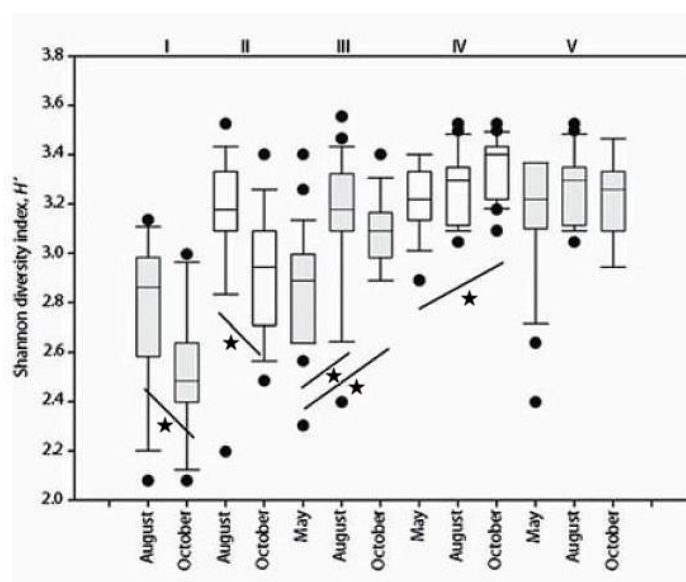
V neposlední řadě byla ve studii Machová-Černá & Neustupa (2009) popsána odlišnost diverzity jarního společenstva řas a byla vysvětlena tím, že po disturbanci v podobě nízkých zimních teplot jarní společenstvo reprezentovalo brzké sukcesní stádium, ve kterém se vyskytovalo méně druhů s vyšší dominancí, tj. hlavně r-stratégové. Během roku se postupně zvyšovala diverzita řas a klesala jejich dominance. Sezónní změny se projevovaly zejména změnami abundancí druhů řas, avšak ty se u různých skupin řas projevíly rozdílně: abundance a počet druhů autotrofních bičíkovců a vláknitých řas během sezóny klesal, nýbrž u krásivek a rozsivek byl zaznamenán nárůst. Také Neustupa et al. (2011) přisoudili významný vliv na sezonalitu krásivek zimní disturbanci kvůli tmě pod sněhovou pokrývkou a anoxickým podmínkám, které se mohou vytvořit na dně zamrzlých rašelinných tůní. Naproti tomu ve studii Duthie (1965) nebyl po zimě nepozorován žádný drastický úbytek populace krásivek ani rozsivek v sedimentu vrchovišť. Stejně tak se neprojevila žádná změna ve společenstvu krytenek během zimy a v období tání ve studii Tsyganov et al. (2012).

#### 4.3 Vliv typu mikrobiotopu

V různých mikrobiotopech rašelinišť neexistuje jednotný trend v sezonalitě protist. Rozdílnost sezonality společenstva řas v planktonu a sedimentu vrchovišť byla dokumentována ve studii Duthie (1965). Největší abundance řas v sedimentu byly pozorovány v období od července do října, jejich početnost klesla v prosinci. Tento sezónní trend vykazovaly hlavně krásivky. Naopak u rozsivek nebyla pozorována v sedimentu žádná sezónní periodicitu, pouze aperiodická variabilita. U planktonních řas byly vysoké abundance zaznamenány v červenci a říjnu, nejnižší abundance v březnu a prosinci. Zde se ukázala být výraznější sezonalita rozsivek, kdežto maxima abundancí krásivek v planktonu nevykazovala

žádný trend, pouze korelovala s abundancemi krásivek v sedimentu. Pozorovanou sezónní dynamiku řas se nepodařilo vysvětlit žádným chemickým faktorem.

Také Machová-Černá & Neustupa (2009) objevili rozdílné sezónní změny společenstva řas v jednotlivých rašeliništních mikrobiotopech (Obr. 8). V perifytonu vynořeného a polovynořeného rašeliníku rodu *Sphagnum* došlo během sezóny k poklesu diverzity řas. V ponořeném rašeliníku od května do srpna druhová diverzita rostla, pak do října klesala. V epipelonu na dně tvořeném detritem diverzita od května do října narůstala. Jedině v bentosu dominovaném ponořenou biomasou rašeliníku se neprojevíly žádné signifikantní sezónní změny ve společenstvu řas.



**Obr. 8** Rozdílná sezónní dynamika společenstev řas v různých mikrobiotopech na příkladu Shannonova indexu diverzity. Signifikantní rozdíly jsou označeny hvězdičkou. I - perifyton vynořeného rašeliníku, II - perifyton polovynořeného rašeliníku, III – perifyton ponořeného rašeliníku, IV – epipelický fyto-bentos na dně tvořeném detritem, V - bentos dominovaný ponořenou biomasou rašeliníku. Převzato ze studie Machová-Černá & Neustupa (2009).

Důvodem rozdílných sezónních trendů v mikrobiotopech může být různá stabilita podmínek v daném mikrobiotopu v průběhu roku. Zejména plankton je značně nestálý, zatímco sediment se jeví jako stabilnější prostředí pro život mikroorganismů (Duthie 1965). Relativně nejstabilnější, i když stále extrémní prostředí pro mikroorganismy může být rašeliník, protože dokáže ovlivňovat pH ve svém bezprostředním okolí, a tak přispět ke stálosti jeho hodnot. Navíc zadržuje do určité míry vodu i v době, kdy je lokalita postižena suchem (Andrus 1986). Na druhou stranu rašeliník, stejně jako jiná makrofyta, představuje dynamický substrát z důvodu neustálého růstu během sezóny (Burkholder & Wetzel 1989). Ke stálosti podmínek v mokřadech přispívá i přítomnost stromů. Podle studie Warner et al.

(2007) u otevřených rašelinišť, které nezarůstají stromy, dochází k častějším změnám podmínek a ty jsou reflektovány změnami ve společenstvu krytenek. Naopak ve stálejším prostředí zarostlých močálů se podmínky nemění dost na to, aby společenstvo krytenek nějakým způsobem ovlivnily.

#### **4.4 Vliv biotických faktorů**

Vedle abiotických faktorů mají na sezonalitu protist v rašeliništích vliv i biotické faktory. Často uváděným faktorem jsou vztahy v trofickém mikrobiálním řetězci. Kupříkladu se ukázalo, že abundance krytenek a ciliátů koreluje s abundancemi jejich preferované kořisti, tzn. abundancemi heterotrofních bičíkovců, rozsivek, bakterií a sinic (Gilbert et al. 1998b, Mieczan 2007b). Avšak krytenky jsou schopné se živit na velké škále mikroorganismů, proto pro ně kvalita kořisti nemá tak velký význam, důležitá může být pouze kvantita kořisti (Heal 1964). Např. v sušších obdobích, kdy je vrstva vody na stélce rašeliničku tenčí, dochází k zahuštění populace pohyblivých mikroorganismů a k omezení jejich pohybu, a tak je pro krytenky snazší je ulovit (Gilbert et al. 2003). Vztah heterotrofních bičíkovců a bakterií v rašeliništích byl zkoumán pouze ve studii Gilbert et al. (1998b), kde se ukázala jen slabá korelace mezi těmito skupinami.

Dále se zjistilo, že významnou úlohu by mohla hrát i kompetice mezi skupinami protist. Strüder-Kypke (1999) se zabývala sezonalitou perifytonu dystrofních jezer ve vrchovištích. Metoda umělého substrátu, tj. sklíčka umístěná v trsech rašeliničku, ovšem upřednostňovala výskyt jen určitých druhů z protistního společenstva, zejména bičíkovce a ciliáty, často se jednalo o přisedlé druhy. Bičíkovci kolonizovali sklíčku hlavně v období od října do dubna, ciliáty hlavně od května do září s dvěma populačními maximy. Dominance malých heterotrofních bičíkovců během zimních měsíců byla vysvětlena jejich vlastnostmi coby pionýrských druhů, které nejsou schopné konkurovat větším protistům během ostatních částí roku (Zolotarev 1995, podle Strüder-Kypke 1999). Ale pokud se vezmou v úvahu závěry studií Gilbert et al. (1998b) a Mieczan (2007b), které byly zmíněny v předchozím odstavci, je možné i vysvětlení, že jakmile klesne predáční tlak ze strany ciliátů, jejich kořist, tedy heterotrofní bičíkovci, se rychle namnoží, a tak dojde k výměně dominantní skupiny protist.

#### **4.5 Souhrn sezónní dynamiky protist v rašeliništích**

Sezónní dynamiku protist v rašeliništích ovlivňuje mnoho fyzikálně-chemických faktorů, přičemž nejvýznamnějším se jeví dostupnost vody na lokalitě, dále teplota a hydrochemické podmínky. Zanedbatelný není ani vliv biotických faktorů. Rovněž byly

nalezeny rozdílné trendy v sezonalitě protist v různých mikrobiotopech. Všechny tyto faktory působí na společenstvo protist současně, tudíž nelze oddělit jeden od druhého. V zájmu sumarizace této kapitoly jsem vytvořila z vybraných zdrojů značně zjednodušenou a v mnoha ohledech nepřesnou tabulku (Tab. 1), která shrnuje výrazné sezónní trendy v abundancích protistních skupin bez ohledu na abiotické a biotické faktory, které sezonalitu ovlivňují.

**Tab. 1** Souhrn značně zjednodušených výrazných trendů v sezónní dynamice protistních organismů rašeliništích.

skupina protist	vyšší abundance	nižší abundance	studie
řasy	červen až říjen	prosinec	Duthie (1965)
	jaro, podzim	léto	Watanabe et al. (2000)
	červen až září	říjen až květen	Gilbert et al. (1998b)
	srpen, říjen	květen	Machová-Černá & Neustupa (2009)
- rozsivky	jaro, podzim	léto	Hayward (1957)
	červenec, srpen	jaro	Gilbert et al. (1998b)
krytenky	květen až říjen	listopad až duben	Heal (1964)
	červen	červenec	Gilbert et al. (2003)
	jaro, léto	podzim	Mieczan (2007b)
ciliáti	léto	listopad, duben, květen	Gilbert et al. (1998b)
	květen až září	říjen až duben	Strüder-Kypke (1999)
	jaro, podzim	léto	Mieczan (2007b)
	jaro, (léto), podzim	(léto)	Mieczan (2009)
heterotrofní bičíkovci	léto	podzim	Gilbert et al. (1998b)
	říjen až duben	květen až září	Strüder-Kypke (1999)
	jaro, podzim	léto	Mieczan (2007b)



## 5. Závěr

Rašeliniště představují relativně extrémní místo k životu, jelikož se jedná o kyselé oligotrofní prostředí. Jsou velice heterogenní, a tak poskytují mnoho různých mikrobiotopů pro velké spektrum mikroorganismů. Kvůli extrémním podmínkám je ale diverzita protist v rašeliništích stále daleko nižší než v jiných sladkovodních ekosystémech. Většina studií se shoduje, že v rašeliništích dominují z autotrofních protist krásivky a rozsivky. Dále se zde vyskytují ve vyšších abundancích heterotrofní protistní organismy, zejména pro rašeliniště charakteristické krytenky, a poté v menší míře ciliáti a bičíkovci. Skladba společenstev protist v rašeliništích se liší v závislosti na předmětu mikrobiotopu a fyzikálně-chemických podmínkách prostředí, zejména na vlhkosti a pH. Významnou roli v kompozici společenstva protistních organismů v rašeliništích může hrát i sezonalita, ovšem v některých případech byly studie založeny pouze na jednoročním pozorování či kratším časovém úseku, a tak chybí minimálně druhý, kontrolní rok, který by ukázal, zda se skutečně jedná o sezonalitu, nebo jen o náhodné procesy, které se v tak krátkém časovém úseku jeví jako sezónní změny ve společenstvu protist v rašeliništích.

Velká část diverzity a sezónní dynamiky protist v rašeliništích je zatím nepoznaná, protože publikací o rašeliništích existuje méně v porovnání např. s jinými vodními ekosystémy, hojně využívanými pro monitoring kvality vod. Navíc se více studií ohledně protistního společenstva rašelinišť zaměřuje na krytenky na úkor ostatních skupin protist a více publikací existuje ohledně prostorové distribuce protist, kdežto sezónní dynamika je často opomíjená. Do budoucna by se tedy mělo zapracovat na rozšíření poznatků o této problematice, jelikož je důležitá hlavně pro správné interpretace v biomonitoringu a paleoekologii.

## 6. Literatura

- Aberle N. & Wiltshire K.H. (2006) Seasonality and diversity patterns of microphytobenthos in a mesotrophic lake. *Archiv für Hydrobiologie* 167(1–4): 447–465
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup Ø., Mozley-Standridge S.E., Nerad T., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W. & Taylor M.F.J.R. (2005) The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52: 399–451
- Adl M.S. & Coleman D.C. (2005) Dynamics of soil protozoa using a direct count method. *Biology and Fertility of Soils* 42: 168–171
- Adl M.S. & Gupta V.V.S.R. (2006) Protists in soil ecology and forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1805–1817
- Andrus R.E. (1986) Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Canadian Journal of Botany* 64: 416–426
- Andrushchyshyn O.P., Wilson K.P. & Williams D.D. (2007) Ciliate communities in shallow groundwater: seasonal and spatial characteristics. *Freshwater Biology* 52: 1745–1761
- Bamforth S.S. (2001) Proportions of active ciliate taxa in soils. *Biology and Fertility of Soils* 33: 197–203
- Bobrov A.A., Charman D.J. & Warner B.G. (2002) Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: specific features of polytypic and polymorphic species. *Biology Bulletin* 29(6): 605–617
- Booth R.K. (2001) Ecology of testate amoebae (Protozoa) in two lake superior coastal wetlands: implication for paleoecology and environmental monitoring. *Wetlands* 21(4): 564–576
- Borics G., Tóthmérész B., Grigorszky I., Padisák J., Várbíró G. & Szabó S. (2003) Algal assemblage types of bog-lakes in Hungary and their relation to water chemistry, hydrological conditions and habitat diversity. *Hydrobiologia* 502: 145–155
- Brook A.J. (1981) The biology of desmids. Blackwell, Oxford. 197–198 pp.
- Burkholder J.M. & Wetzel R.G. (1989) Microbial colonization on natural and artificial macrophytes in a phosphorus-limited, hardwater lake. *Journal of Phycology* 25: 55–65
- Clymo R.S., Turunen J. & Tolonen K. (1998) Carbon accumulation in peatland. *Oikos* 81(2): 368–388
- Coesel P.F.M. (1982) Structural characteristics and adaptations of desmid communities. *Journal of Ecology* 70(1): 163–177
- Coesel P.F.M. (2001) A method for quantifying conservation value in lentic freshwater habitats using desmids as indicator organisms. *Biodiversity and Conservation* 10: 177–187
- Čepička I., Hampl V. & Eliáš M. (2010) Řád z chaosu: rozmanitost protistů z pohledu 21.století. *Vesmír* 89(7): 464–469

- Dillard G.E. (1969) The benthic algal communities of a North Carolina piedmont stream. *Nova Hedwigia* 17: 9-29
- Dixit S.S., Smol J.P., Kingston J.C. & Charles D.F (1992) Diatoms: powerful indicators of environmental change. *Environmental science & technology* 26: 23-33
- Duthie H.C. (1965) A study of the distribution and periodicity of some algae in a bog pool. *Journal of Ecology* 53(2): 343-359
- Gamfeldt L. & Hillenbrand H. (2008) Biodiversity effects on aquatic ecosystem functioning – maturation of a new paradigm. *International Review of Hydrobiology* 93(4–5): 550–564
- Giorgi A., Feijoo C. & Tell G. (2005) Primary producers in a Pampean stream: temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation* 14: 1699–1718
- Gilbert D., Amblard C., Bourdier G. & Francez A.-L. (1998a) Short-term effect of nitrogen enrichment of the microbial communities of a peatland. *Hydrobiologia* 373/374: 111-119
- Gilbert D., Amblard C., Bourdier G. & Francez A.-J. (1998b) The microbial loop at the surface of peatland: structure, function, and impact of nutrient input. *Microbial Ecology* 35: 83-93
- Gilbert D., Amblard C., Bourdier G., Francez A.-J. & Mitchell E.A.D (2000) Le régime alimentaire des Thécamoebiens (Protista, Sarcodida). *L'année biologique* 39: 57-68
- Gilbert D., Mitchell E.A.D., Amblard C., Bourdier G. & Francez A.-J. (2003) Population dynamics and food preferences of the testate amoeba *Nebela tinctoria major-bohemica-collaris* complex (Protozoa) in a *Sphagnum* peatland. *Acta Protozoologica* 42: 99-104
- Gorham E. (1991) Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* 1(2): 182-195
- Hájek M. & Hájková P. (2007) Hlavní typy rašeliníšť ve střední Evropě z botanického hlediska. *Zprávy České botanické společnosti*, Praha, 42, Mater. 22: 19-28
- Hayward J. (1957) The periodicity of diatoms in bogs. *Journal of Ecology* 45(3): 947-954
- Heal O.W. (1962) The abundance and micro-distribution of testate amoebae (Rhizopoda: Testacea) in *Sphagnum*. *Oikos* 13(1): 35-47
- Heal O.W. (1964) Observations on the seasonal and spatial distribution of testacea (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum*. *Journal of Animal Ecology* 33: 395-412
- Heino J. & Soininen J. (2010) Are common species sufficient in describing turnover in aquatic metacommunities along environmental and spatial gradients? *Limnology and Oceanography* 55(6): 2397–2402
- Chapman S., Buttler A., France A.-J., Laggoun-Défarge F., Vasander H., Schlöter M., Combe J., Grosvernier P., Harms H., Epron D., Gilbert D. & Mitchell E. (2003) Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance: a conflict between economy and ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(10): 525-532
- Ingram H.A.P. (1978) Soil layers in mires: function and terminology. *The Journal of Soil Science* 29(2): 224-227
- Jassey V.E.J., Shimano S., Dupuy C., Toussaint M.-L. & Gilbert D. (2012) Characterizing the feeding habits of the testate amoebae *Hyalosphenia papilio* and *Nebela tinctoria* along a narrow „fen-bog“ gradient using digestive vacuole content and <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N isotopic analyses. *Protist* 163(3): 451-464

- Joosten H. & Clarke D. (2002): Wise use of mires and peatlands. International mire conservation group and international peat society, Finland. <http://www.mirewiseuse.com>
- Korhonen J.J., Soininen J. & Hillebrand H. (2010) A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology* 91(2): 508–517
- Lamentowicz M. & Mitchell E.A.D. (2005) The ecology of testate amoebae (protists) in *Sphagnum* in north-western Poland in relation to peatland ecology. *Microbial Ecology* 50: 48–63
- Lamentowicz M., Lamentowicz Ł., van der Knaap W.O., Gąbka M. & Mitchell E.A.D. (2010) Contrasting species-environment relationships in communities of testate amoebae, bryophytes and vascular plants along the fen-bog gradient. *Microbial Ecology* 59: 499–510
- Lara E., Mitchell E.A.D., Moreira D. & López-García P. (2011) Highly diverse and seasonally dynamic protist community in a pristine peat bog. *Protist* 162: 14–32
- Legendre P., Borcard D. & Peres-Neto P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4): 435–450
- Lim D.S.S., Kwan C. & Douglas M.S.V. (2001) Periphytic diatom assemblages from Bathurst Island, Nunavut, Canadian High Arctic: an examination of community relationships and habitat preferences. *Journal of Phycology* 37: 379–392
- Lindsay R.A., Rigall J. & Burd F. (1985) The use of small-scale surface patterns in the classification of British Peatlands. *Aquilo Series Botanica* 21: 67–79
- Machová-Černá K. & Neustupa J. (2009) Spatial distribution of algal assemblages in a temperate lowland peat bog. *International Review of Hydrobiology* 94: 40–56
- Mann D.G. (1999) The species concept in diatoms. *Phycologia* 38(6): 437–495
- Mark A.F., Johnson P.N., Dickinson K.J.M. & McGlone M.S. (1995) Southern hemisphere patterned mires, with emphasis on southern New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 25(1): 23–54
- Mazei Y.A. & Tsyganov A.N. (2007/8) Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in a sphagnum bog (Middle Volga region, Russia). *Protistology* 5(2/3): 156–206
- Mieczan T. (2007a) Epiphytic protozoa (testate amoebae and ciliates) associated with *Sphagnum* in peatbogs: relationship to chemical parameters. *Polish Journal of Ecology* 55(1): 79–90
- Mieczan T. (2007b) Seasonal patterns of testate amoebae and ciliates in three peatbogs: relationship to bacteria and flagellates (Poleski National Park, Eastern Poland). *Ecohydrology & Hydrobiology* 7(1): 295–305
- Mieczan T. (2009) Ciliates in *Sphagnum* peatlands: vertical micro-distribution, and relationship of species assemblages with environmental parameters. *Zoological Studies* 48(1): 33–48
- Mieczan T. (2010a) Vertical microzonation of testate amoebae and ciliates in peatbog waters in relation to physical and chemical parameters. *Polish Journal of Ecology* 58: 729–740

- Mieczan T. (2010b) Effect of vegetation patchiness and site factors on distribution and diversity of testate amebae and ciliates in peatbogs. *Polish Journal of Ecology* 58(1): 135-144
- Mieczan T. (2012) Distributions of testate amoebae and ciliates in different types of peatlands and their contributions to the nutrient supply. *Zoological Studies* 51(1): 18-26
- Mitchell E.A.D., Borcard D., Buttler A.J., Grosvernier P., Gilbert D. & Gobat J.-M. (2000) Horizontal distribution patterns of testate amoebae (Protozoa) in *Sphagnum magellanicum* carpet. *Microbial Ecology* 39: 290-300
- Mitchell E.A.D., Gilbert D., Buttler A.J., Amblard C., Grosvernier P. & Gobat J.-M. (2003) Structure of microbial communities in *Sphagnum* peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment. *Microbial Ecology* 46: 187-199
- Mitchell E.A.D. & Gilbert D. (2004) Vertical micro-distribution and response to nitrogen deposition of testate amoebae in *Sphagnum*. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 51(4): 480-490
- Mitchell E.A.D., Charman D.J. & Warner B.G. (2008) Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation* 17: 2115-2137
- Neustupa J., Černá K. & Šťastný J. (2009) Diversity and morphological disparity of desmid assemblages in Central European peatlands. *Hydrobiologia* 630: 243–256
- Neustupa J., Černá K. & Šťastný J. (2011) The effects of aperiodic desiccation on the diversity of benthic desmid assemblages in a lowland peat bog. *Biodiversity and Conservation* 20:1695–1711
- Nolte V., Pandey R.V., Jost S., Medinger R., Ottenwälder B., Boenigk J. & Schlötterer C. (2010) Contrasting seasonal niche separation between rare and abundant taxa conceals the extent of protist diversity. *Molecular Ecology* 19: 2908-2915
- Nováková S. (2007) Structure and dynamics of the algal flora in subalpine mires in the Krkonoše Mountains (Giant Mountains; Czech Republic). *Nova Hedwigia* 84: 441-458
- Nungesser M.K. (2003) Modelling microtopography in boreal peatlands: hummocks and hollows. *Ecological Modelling* 165: 175–207
- O'Reilly C.M. (2006) Seasonal dynamics of periphyton in a large tropical lake. *Hydrobiologia* 553: 293–301
- Opravilová V. & Hájek M. (2006) The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the Western Carpathians. *Acta Protozoologica* 45: 191-204
- Padisák J. (1992) Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary) - a dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *Journal of Ecology* 80(2): 217-230
- Page S.E., Rieley J.O. & Banks C.J. (2011) Global and regional importance of the tropical peatland carbon pool. *Global Change Biology* 17: 798-818
- Papazisimou S., Bouzinos A., Christanis K., Tzedakis P.C. & Kalaitzidis S. (2002) The upland holocene transitional mires of Elatia forest, northern Greece. *Wetlands* 22(2): 355-365

- Payne R.J. & Pates J.M. (2009) Vertical stratification of testate amoebae in the Elatia Mires, northern Greece: paleoecological evidence for wetland response to recent climatic change, or autogenic process? *Wetlands Ecology and Management* 17: 355-364
- Pouličková A., Nováková J. & Krásová P. (2003) Vertical distribution of epiphytic algae on the mosses and their relation to moisture. *Czech Phycology* 3: 119-124
- Pouličková A., Hájková P., Křenková P. & Hájek M. (2004) Distribution of diatoms and bryophytes on linear transect through spring fens. *Nova Hedwigia* 78(3-4): 411-424
- Pouličková A., Hašler P., Lysáková M. & Spears B. (2008) The ecology of freshwater epiphytic algae: an update. *Phycologia* 47: 437-450
- Pouličková A., Veselá J., Neustupa J. & Škaloud P. (2010) Pseudocryptic diversity versus cosmopolitanism in diatoms: a case study on *Navicula cryptocephala* Kütz. (Bacillariophyceae) and morphologically similar taxa. *Protist* 161: 353-369
- Preston F.W. (1960) Time and space and the variation of species. *Ecology* 41(4): 612-627
- Roulet N., Moore T., Bubier J. & Lafleur P. (1992) Northern fens: methane flux and climate change. *Tellus* 44B: 100-105
- Rydin H. & Jeglum J. (2006): Peatland habitats. In: Rydin H. & Jeglum J. (eds.), The biology of peatlands. Oxford University Press, New York
- Schlegel M. & Meisterfeld R. (2003) The species problem in protozoa revisited. *European Journal of Protistology* 39: 349-355
- Sjörs H. (1948) Myrvegetation i Bergslagen. [Mire vegetation in Bergslagen, Sweden]. *Acta Phytogeographica Suecica* 21: 1-299
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W. & Duncan A. (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106 (4): 433-471
- Soininen J. & Eloranta P. (2004) Seasonal persistence and stability of diatom communities in rivers: are there habitat specific differences? *European Journal of Phycology* 39: 153-160
- Soininen J. (2007) Environmental and spatial control of freshwater diatoms – a review. *Diatoms Research* 22(2): 473-490
- Soininen J. (2010) Species turnover along abiotic and biotic gradients: patterns in space equal patterns in time? *BioScience* 60: 433-439
- Sonntag B., Posch T., Klammer S., Teubner K. & Psenner R. (2006) Phagotrophic ciliates and flagellates in an oligotrophic, deep, alpine lake: contrasting variability with seasons and depths. *Aquatic Microbial Ecology* 34: 193-207
- Strüder-Kypke M.C. (1999) Peryphyton and sphagnum protists of dystrophic bog lakes (Brandenburg, Germany) I. Annual cycles, distribution and comparison to other lakes. *Limnologia* 29: 393-406
- Strüder-Kypke M.C. & Schönborn W. (1999) Peryphyton and sphagnum protists of dystrophic bog lakes (Brandenburg, Germany) II. Characteristic species and trophy of the lakes. *Limnologia* 29: 407-424
- Štěpánková J., Vavrušková J., Hašler P., Mazalová P. & Pouličková A. (2008) Diversity and ecology of desmids of peat bogs in the Jizerské hory Mts. *Biologia* 63(6): 895-900

- Tahvanainen T., Sllantaus T. & Heikkilä R. (2003) Seasonal variation of water chemical gradients in free boreal fens. *Annales Botanici Fennici* 40: 345-355
- Tahvanainen T. (2004) Water chemistry of mires in relation to the poor-rich vegetation gradient and contrasting geochemical zones of the north-eastern Fennoscandian Shield. *Folia Geobotanica* 39: 353-369
- Taniguchi H. & Tokeshi M. (2004) Effect of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology* 49: 1164-1178
- Tsyganov A.N., Aerts R., Nijs I., Cornelissen J.H.C. & Beyens L. (2012) *Sphagnum*-dwelling testate amoebae in subarctic bogs are more sensitive to soil warming in the growing season than in winter: the results of eight-year field climate manipulations. *Protist* 163: 400–414
- Vanormelingen P., Chepurnov V.A., Mann D.G., Cousin S. & Vyverman W. (2007) Congruence of morphological, reproductive and ITS rDNA sequence data in some australasian *Eunotia bilunaris* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology* 42(1): 61–79
- Veselá J. (2009) Spatial heterogeneity and ecology of algal communities in an ephemeral sandstone stream in the Bohemian Switzerland National Park, Czech Republic. *Nova Hedwigia* 88(3-4): 531-547
- Veselá J. & Johansen J.R. (2009) The diatom flora of ephemeral headwater streams in the Elbsandsteingebirge region of the Czech Republic. *Diatom Research* 24: 443-477
- Vitt D.H. (2006) Functional characteristics and indicators of boreal peatlands. In: Wieder R.K. & Vitt D.H. (eds.), *Boreal peatlands ecosystems* (Ecological Studies 188). Springer: 8 pp.
- Watanabe M.M., Mayama S, Hiroki M. & Nozaki H. (2000) Biomass, species composition and diversity of epipelic algae in mire pools. *Hydrobiologia* 421: 91-102
- Warner G.B., Asada T. & Quinn N.P. (2007) Seasonal influences on the ecology of testate amoebae (Protozoa) in a small *Sphagnum* peatland in southern Ontario, Canada. *Microbial Ecology* 54: 91-100
- Weilhoefer C.L. & Pan Y. (2006) Diatom-based bioassessment in wetland: how many samples do we need to characterize the diatoms assemblage in a wetland adequately? *Wetlands* 26(3): 793–802
- Werner P. & Köhler J. (2005) Seasonal dynamics of benthic and planktonic algae in a nutrient-rich lowland river (Spree, Germany). *International Review of Hydrobiology* 90(1): 1–20
- Yung Y.-K., Stokes P. & Gorham E. (1986) Algae of selected continental and maritime bogs in North America. *Canadian Journal of Botany* 64(8): 1825-1833
- Zheng L. & Stevenson R.J. (2006) Algal assemblages in multiple habitats of restored and extant wetlands. *Hydrobiologia* 561: 221-238
- Zolotarev V. (1995) Microperiphyton flagellate communities, their characteristics and functional groups. *Cytology* 37(11): 958-963